Artbevarande i fragmenterad miljö - en generell inventeringsstrategi exemplifierad med grön hedvårtbitare

OSKAR KINDVALL

Kindvall, O.: Artbevarande i fragmenterad miljö - en generell inventeringsstrategi exemplifierad med grön hedvårtbitare. [Conservation in fragmented habitats - a general inventory strategy exemplified with the bush cricket *Metrioptera bicolor*.] - Ent. Tidskr. 114 (3): 75-82. Uppsala, Sweden 1993. ISSN 0013-886x.

This paper describes a general inventory strategy for species living in patchy environments. The methods are based on knowledge from modern conservation biology. The main steps are: 1) Identification of suitable habitats; 2) Drawing borders around available habitat patches; 3) Survey presence and absence of the species on each patch. Species with different life histories and historical background have different patterns of occupancy related to interpatch distances and patch size. Possible explanations are discussed for some types of patterns which are expected to be common in nature. Results from a metapopulation analysis on the bush cricket, *Metrioptera bicolor* (Orthoptera: Tettigoniidae), are used in order to illustrate the inventory strategy. Finally, appropriate conservation management are suggested for various cases.

O. Kindvall, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för viltekologi, Box 7002, 750 07 Uppsala, Sweden.

Introduktion

Landskapet förändras i rask takt. Före detta ängs och hagmarker växer igen och omvandlas till skog. Många av de växter och djur som är beroende av just öppna gräsmarker får allt färre och mindre ytor att leva på. Denna så kallade biotopfragmentering medför att allt fler arter hotas att dö ut.

Generellt sett tänker man sig att landskapsfragmenteringen medför att populationsstorlekarna minskar i takt med att arealen av för arten lämplig biotop minskar. Flera studier har visat att risken för att en lokal population ska dö ut ökar drastiskt med minskad populationsstorlek (Schoener & Spiller 1987, Forney & Gilpin 1989, Kindvall & Ahlén 1992). Vilken som är den kritiska populationsstorleken kan vara svårt att säga eftersom det förmodligen varierar mellan olika arter och platser. Givetvis är det också en fråga om hur långt tidsperspektiv man tänker sig (Shaffer 1987). Alla populationer förväntas dö ut förr eller senare.

Biotopfragmenteringen medför också att avstånden ökar mellan skilda biotopöar och därmed lokala populationer. Om inte avstånden mellan skilda populationer är allt för stora kan de biotopfragment där utdöenden skett återkoloniseras av migrerande djur (Gilpin 1987, Ebenhard 1991, Hansson et al. 1992). Har fragmenteringsprocessen däremot gått så långt att inga individer längre lyckas ta sig från en yta av lämplig biotop till en annan kan arten bara hålla sig kvar i ett område så länge den lokala populationen lyckas reproducera sig. Det har även visat sig att sannolikheten för utdöende också påverkas av avstånden mellan populationerna (Sjögren 1991a). Det kan dels bero på att migrationen från en population till en annan kan kompensera för dålig reproduktion eller hög dödlighet under ett visst år (Brown & Kodric-Brown 1977). Migrationen motverkar även genetiska problem som kan uppstå i små populationer, såsom inavelsdepression och förlust av genetisk variation (Sjögren 1989, Gilpin 1991, Sjögren 1991b, Widén & Svensson 1992).

Sammanfattningsvis: risken för att en art dör ut helt bör vara större för arter vars utbredningsområden reducerats till ett fåtal små och helt isolerade populationer jämfört med arter där åtminstone ett visst utbyte av individer tillåts förekomma mellan de lokala populationerna.

Jag vill i denna artikel ge ett förslag på en inventeringsstrategi som beaktar modern naturvårdsbiologi och som kan leda fram till konkreta förslag på åtgärder vid artbevarande. Som exem-

pel på en art där denna strategi tillämpats har jag valt grön hedvårtbitare, *Metrioptera bicolor* Philippi (Orthoptera: Tettigoniidae), vars livsnödvändiga gräsmarksbiotop fragmenterats kraftigt sedan början av 1800-talet (Kindvall 1993).

Metoder

Inventeringsstrategin kan kortfattat delas in i tre steg: 1) identifiera för arten nödvändiga biotoper, 2) avgränsa biotopytorna rumsligt, 3) inventera frånvaro/närvaro av arten på alla tillgängliga ytor (Fig. 1). Inventeringen kan sedan med fördel upprepas under ett antal säsonger. Ofta ger upprepade inventeringar ny information om artens biotopkrav som kan motivera en återkoppling till steg 1 och 2. Det kan nämligen visa sig att olika biotoper utnyttjas under olika år beroende på rådande väderlek. Under extremt torra år föredrar arten kanske att uppehålla sig på nordsluttningar där risken för uttorkning bör vara mindre än en solexponerad sydsluttning. Under extremt blöta och/eller solfattiga år bör situationen vara den omvända. Exempel på hur biotopvalet kan variera med väderleken har endast beskrivits för ett par arter (Ehrlich et al. 1980, Dobkin et al. 1987, Murphy & Weiss 1988, Takekawa & Beissinger 1989) men fenomenet är troligen mycket vanligt förekommande bland insekter.



Fig. 1. Utbredningsområdet för grön hedvårtbitare. Biotopytor som har varit bebodda av arten kontinuerligt under perioden 1985-1992 är markerade med svart. Vitt anger ytor som inte varit bebodda alls eller bara en del av perioden.

*The distribution of grassland patches suitable for **Metrioptera bicolor** in the Vomb valley. Black patches were continuously occupied by the species during the years 1985-1992. White patches were not always or never occupied during that period.*

För att kunna avgöra om en art finns eller inte på en viss biotopyta krävs att man utför inventeringsarbetet under en period då sannolikheten för att påträffa arten är som störst. Det är ofta inte särskilt svårt att påvisa en arts förekomst. Betydligt svårare är det att avgöra om en yta verkligen är obebodd. Jag ämnar inte gå in något närmare på hur man lämpligast inventerar enskilda arter vilket givetvis skiljer sig enormt mycket mellan olika djurgrupper. Vårtbitare är exceptionellt lättinventerade eftersom hanarnas karakteristiska spel går att höra på långt håll, speciellt då en s.k. ultraljudsdetektor används (Ahlén 1981, 1982). Hur jag gått till väga för att inventera grön hedvårtbitare beskrivs mer ingående i Kindvall & Ahlén (1992).

Det kan vara bra att komplettera inventeringsarbetet med ytterligare några typer av undersökningar. Genom att uppskatta populationsstorlekarna på ett antal biotopytor med varierande areal finns det möjlighet att verifiera huruvida det verkligen är de största ytorna av lämplig biotop som hyser de största populationerna av arten. Populationsuppkattningar i olika biotoptyper kan dessutom ge värdefull information om biotopernas relativa kvalitet.

För att få en grov uppfattning om en lokal populations storlek kan det åtminstone för vissa arter räcka med att räkna alla individer som påträffas vid ett eller ett par tillfällen. För mer tillförlitliga beräkningar kan det emellertid ofta krävas att djuren märks och återfångas (se Krebs 1989). Spridningsbiologi och detaljerat biotoputnyttjande är ytterligare aspekter som kan studeras genom att återfånga märkta djur (Kindvall & Ahlén 1992, Kindvall 1993). Dessa kunskaper är givetvis mycket värdefulla inför inventeringsstrategins två första steg. Speciellt vill jag understryka betydelsen att studera huruvida artens biotoputnyttjande varierar under säsongen. Ofta lever vuxna djur i andra biotoper än de unga. Till

exempel hos grön vårtbitare, Tettigonia viridissima, lever larverna på diverse gräsmarker medan de vuxna djuren oftast påträffas i högre vegetation såsom buskar och träd (Kindvall & Denuell 1987). Liknande beteende finns beskrivet hos andra arter av vårtbitare (Samways 1977; Cherrill & Brown 1990). Det är viktigt att inkludera samtliga av arten utnyttjade biotoptyper då biotopytorna ska avgränsas (steg 2).

Resultat och diskussion

För att få en uppfattning om den undersökta artens lokala populationer regleras av rent rumsliga faktorer kan varje biotopytas isoleringsgrad och biotopareal plottas i ett diagram (Fig. 2, 3). Vid jämförelse mellan biotopytor som varit ständigt bebodda av grön hedvårtbitare och ytor som inte varit det syns en tydlig kompenserande effekt mellan fragmentens storlek och deras isoleringsavstånd (Fig. 2, jämför Fig. 3a). Ett sådant mönster indikerar att spridningsavstånden mellan ytorna inte är för stora för att möjliggöra ett visst utbyte av individer mellan lokala populationer. Råder denna situation kan man kalla systemet för en metapopulation (Lomolino et al. 1989, Hanski 1991, Peltonen & Hanski 1991). I en fungerande metapopulation råder jämvikt mellan lokala utdöenden och återkolonisationer vilket medför att andelen bebodda biotopöar är någorlunda konstant över tiden. Exakt vilka öar som bebos av arten varierar däremot från år till år (Levins 1970, Sjögren 1988, 1989, Hanski & Gilpin 1991).

Det behöver inte alltid vara så att lokala populationer gemensamt bildar en metapopulation (Harrison 1991). Det kan också förhålla sig så att endast ytor med en viss storlek hyser arten oavsett hur isolerade de är (Fig. 3b). Detta mönster kan uppstå om arten har så pass god spridningsförmåga att djuren utan vidare kan ta sig till alla tillgängliga ytor av lämplig biotop. Det kan även uppstå hos arter med dålig spridningsförmåga genom att det tidigare funnits en sammanhängande population av arten som sedan fragmenterats. Arten har endast lyckats hålla sig vid liv på ytor som överskrider en viss storlek. Detta är fallet för många arter som vi brukar hänföra till begreppet relikter (Lomolino 1986).

När djuren utan vidare kan nå samtliga ytor av lämplig biotop finns det ingen anledning att ens tala om lokala populationer. Det är snarare frågan om en sammanhängande population som lever i en mosaikartad miljö där födoresurserna förekommer fläckvist. Populationens storlek och möjlighet att överleva i en region styrs till stor del

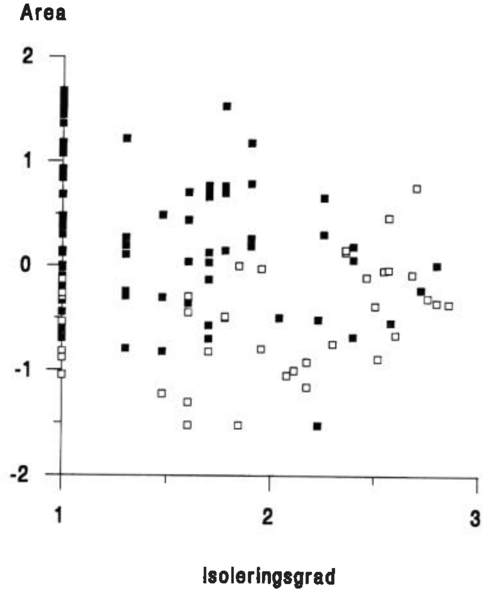


Fig. 2. Areal (A) och isoleringsgrad (i) för biotopytor som kontinuerligt varit bebodda av grön hedvårtbitare (svart) under perioden 1985-1992 respektive ytor som inte varit det (vitt). Värdena är logaritmerade. Enligt logistisk regressionsanalys är sannolikheten (P) för kontinuerlig förekomst: P = e(0.902A - 0.046i)/(1 + e(0,902A - 0.046i)), x2 = 103.04, d.f. = 114, p = 0.760.

*Patch area (A) and inter-patch distance (i) for patches continuously occupied by **Metrioptera bicolor** (black) and for patches which were either empty or discontinuously occupied (white) during the period 1985-1992. The probability for occupancy is positively related to patch area and negatively related to inter-patch distance (Stepwise logistic regression analysis: x2 = 103.04, d.f. = 114, p = 0.760).*

tätheten av resursen i fråga. Ofta kan födoresurserna vara utspridda i både tid och rum. För att kunna utnyttja glest förekommande resurser krävs som regel speciella anpassningar som gör det möjligt för arten att lokalisera resurserna då de väl blir tillgängliga. Så är fallet med många vedlevande eller brandberoende insekter (Wikars 1992)

Hos andra arter kan det vara isoleringsgraden som är den avgörande faktorn (Fig. 3c). Detta mönster kan uppstå då det inte finns något samband mellan populationsstorlek och biotopytornas areal eller då artens livsnödvändiga biotoper inte lyckats identifieras och därmed inte avgränsats på rätt sätt.

För att se om det finns någon kritisk minsta

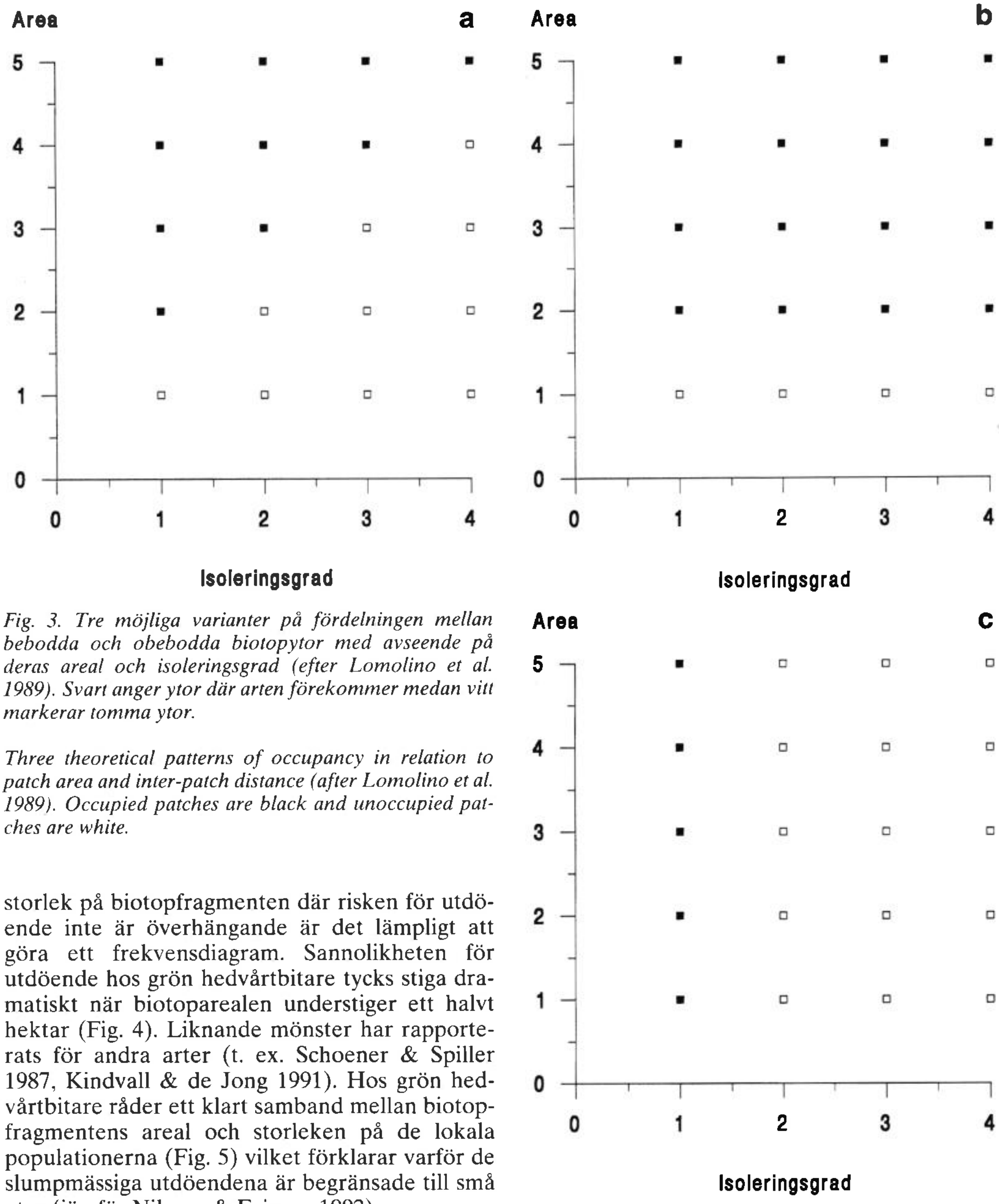


Fig. 3. Tre möjliga varianter på fördelningen mellan bebodda och obebodda biotopytor med avseende på deras areal och isoleringsgrad (efter Lomolino et al. 1989). Svart anger ytor där arten förekommer medan vitt markerar tomma ytor.

Three theoretical patterns of occupancy in relation to patch area and inter-patch distance (after Lomolino et al. 1989). Occupied patches are black and unoccupied patches are white.

storlek på biotopfragmenten där risken för utdöende inte är överhängande är det lämpligt att göra ett frekvensdiagram. Sannolikheten för utdöende hos grön hedvårtbitare tycks stiga dramatiskt när biotoparealen understiger ett halvt hektar (Fig. 4). Liknande mönster har rapporterats för andra arter (t. ex. Schoener & Spiller 1987, Kindvall & de Jong 1991). Hos grön hedvårtbitare råder ett klart samband mellan biotopfragmentens areal och storleken på de lokala populationerna (Fig. 5) vilket förklarar varför de slumpmässiga utdöendena är begränsade till små ytor (jämför Nilsson & Ericson 1992).

På motsvarnade sätt kan man identifiera det kritiska isoleringsavståndet för kolonisation (Fig. 6). Det verkar som grön hedvårtbitare har en tämligen god chans att återkolonisera ytor som ligger mindre än 100 meter från närmaste befintliga population. De spridningsavstånd som uppmätts för grön hedvårtbitare stämmer väl överens med hur sannolikheten för kolonisation av tomma ytor minskar med ökad isoleringsgrad (Jämför Fig. 3b i Kindvall 1993).

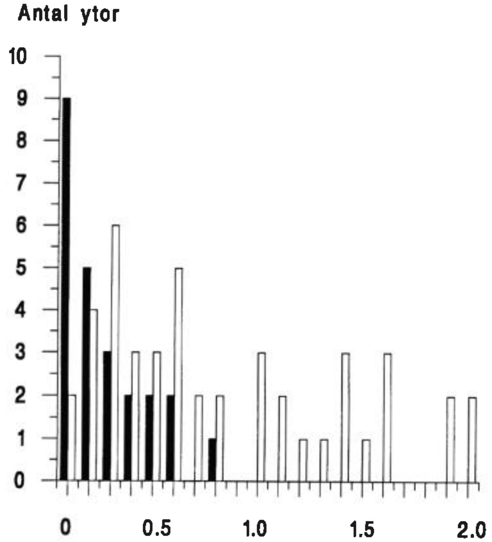


Fig. 4. Fördelningen av biotopytor med avseende på deras areal (A). Ytor där den lokala populationen av grön hedvårtbitare dött ut under perioden 1985-92 markeras med svart. Vitt anger ytor med populationer som överlevt. Ytor som är större än två hektar har utelämnats i diagrammet. Utdöenden har aldrig påvisats på dessa ytor (N = 30). Enligt logistisk regressionsanalys är sannolikheten (P) för utdöende: P = e(-4.444A + 1.177)/(1 + e(-4.444A + 1.177)), x2 = 49.88, d.f. = 91, p = 1.000.

*Frequency distribution of patches of different size. Black barrs represent patches where the local population of **Metrioptera bicolor** has become extinct some time during the period 1985-1992. White barrs represents patches with extant populations. Patches larger than 2 hectares are excluded. Extinctions have never occured on those patches (N = 30).*

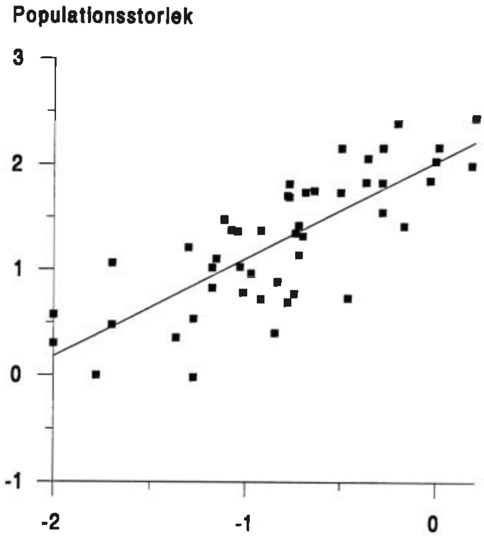


Fig. 5. Sambandet mellan populationsstorlek och biotopytans areal hos grön hedvårtbitare. Värdena är logaritmerade. Medelvärdet av observerat antal hanar under perioden 1989-1992 har använts som mått på populationsstorlek. Linjär regressionsanalys: Y = 0.93x + 1.59, r2 = 62 %, N = 47, p < 0.0001.

*The relationship between local population size of **Metrioptera bicolor** and patch area. Data is Log-transformed.*

Tillämpning i naturvården

Beroende på vilken typ av utbredningsmönster som arten i fråga uppvisar finns en rad möjliga naturvårdsåtgärder att vidta. Om artens förekomst inte fragmenterats mer än att de lokala populationerna tillsammans utgör en metapopulation (Fig 2, 3a) där slumpmässiga utdöenden uppvägs av ständiga återkolonisationer av djur från närliggande ytor, finns tämligen goda möjligheter att bevara arten. Den bästa strategin bör i detta läge vara ett se till att systemet kan fortsätta att fungera som en metapopulation. För att möjliggöra detta måste fragmenteringsprocessen regleras med diverse markvårdande insatser så att arealen hos majoriteten av biotopfragmenten inte tillåts understiga den kritiska storleken. Vidare bör avstånden mellan ytorna sällan överstiga det kritiska avståndet.

Exakt hur många ytor som måste sparas kan vara svårt att precisera. Det är möjligt att med utgångspunkt från inventeringsresultaten simulera vad som förväntas hända om biotopytornas antal eller rumsliga fördelning förändras. Det finns numera enkla modeller och dataprogram för denna sortens övningar (t. ex. Ray et al. 1992, Hanski submitted). Modellernas tillförlitlighet har ännu inte utvärderats i någon större utsträckning.

En viktig slutsats från metapopulationsstudier är att även ytor som för tillfället är obebodda kan komma att ha stor betydelse för artens framtida överlevnad i området. Det kan vidare vara värdefullt att ha en så stor geografisk spridning som möjligt på biotopytorna för att motverka faran

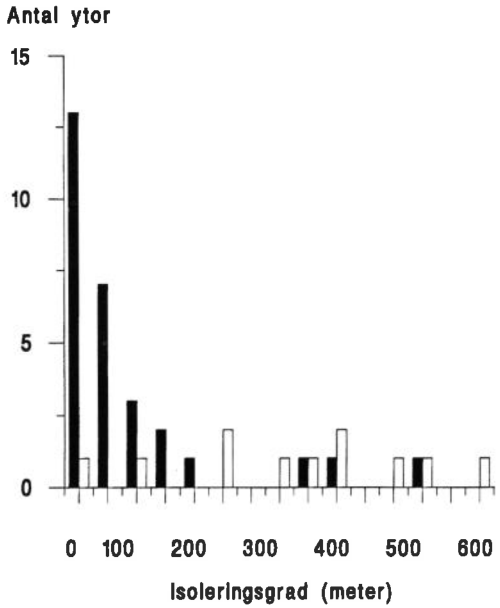


Fig. 6. Fördelningen av biotopytor med avseende på deras isoleringsgrad (i). Ytor som blivit koloniserade av grön hedvårtbitare under perioden 1985-92 markeras med svart. Vitt anger ytor som inte koloniserats. Enligt logistisk regressionsanalys är sannolikheten (P) för kolonisation: P = e(-0.089i + 2.632)/(1 + e(-0.089i + 2.632)), x2 = 24.91, d.f. = 37, p = 0.935.

Frequency distribution of inter-patch distances. Black barrs represent patches which have been colonized by ***Metrioptera bicolor*** *during the period 1985-1992 and white barrs represents patches which have been unoccupied during the period.*

med väderlekskatastofer. Ju större spridning desto mindre är risken att ogynnsamt väder drabbar samtliga lokala populationer lika hårt (jämför Solbreck 1991). För att ytterligare gardera sig mot väderlekskatastrofer är det lämpligt att bevara flera typer av biotoper som arten kan tänkas utnyttja (Dobkin et al 1987). Det är inte säkert att den biotop som bedömts som mest produktiv under normala år också är den mest gynnsamma under år med extrema väderlekssituationer (Takekawa & Beissinger 1989).

När de lokala populationerna ligger så pass långt ifrån varandra att de inte utgör en metapopulation kan andra naturvårdsinsatser och prioriteringar komma i fråga. Avsaknaden av immigration till dessa populationer förväntas givetvis bidra till en betydligt större risk för utdöenden. För det första förväntas en ökad risk för genetiska problem såsom inavelsdepression och minskad genetisk variation (Ehrlich 1983, Widén & Svensson 1992). För det andra kompenseras inte förlusten av individer till följd av mortalitet och emigration med motsvarande tillskott av immigranter vilket är möjligt i en metapopulation. Detta kan mycket väl leda till en nedåtgående trend i populationsutvecklingen (Fahrig & Merriam 1985). Det finns däremot en möjlighet att arten anpassat sig till att leva i isolerade populationer genom att minska på emigrationsbenägenheten (Dingle 1978).

I första hand bör man enligt min mening koncentrera sig på biotopvårdande åtgärder på de lokaler arten fortfarande förekommer. Det kan röra sig om att utvidga arealen av lämplig biotop och eventuellt anpassa skötseln av området så att den mest optimala biotopsammansättningen erhålls (jämför Andrén et al. 1988, Berglind 1988). Båda dessa åtgärder syftar till att öka den lokala populationens storlek och därmed minska risken för slumpmässiga utdöenden.

För att motverka de genetiska problem som förväntas uppstå i helt isolerade och små populationer skulle man kunna göra stödinplanteringar med individer från andra populationer. Detta borde rimligtvis leda till en ökad genetisk variation och en minskad risk för inavelsdepression. Kunskaperna om följderna av denna typ av ingrepp är mycket begränsade och det kan uppstå oönskade problem. En påspädning med genetiskt material från andra populationer kan medföra att lokala anpassningar utplånas. Det är inte heller självklart att små populationer som varit isolerade under en längre tid verkligen har problem med inavel eftersom dåliga anlag kan ha selekterats bort. En minskad genetisk variation behöver inte nödvändigtvis leda till markant ökade risker för utdöende (Pimm et al. 1989). Fördelen med en stor genetisk variation är att arten då har möjlighet att anpassa sig till förändringar i miljön genom naturlig selektion. Eftersom de mest akuta förändringarna i det svenska landskapet är olika former av biotopomvandling är det tveksamt om en normal genetisk variation hos de flesta arter verkligen räcker till.

Tack

Undersökningarna har finansierats av WWF och SJFR. Ett varmt tack till Susanne Godow, Annika Kindvall och Johan Ahlén för deras insatser vid fältarbetet. Jag vill även tacka Per Sjögren som hjälpt mig med de logistiska regressionsanalyserna samt Ingemar Ahlén som granskat manuskriptet.

Litteratur

Ahlén, I. 1981. Ultraljud hos svenska vårtbitare. - Ent. Tidskr. 102:27-41.

Ahlén, I. 1982. Songs of Swedish bush crickets. Tape recording. Uppsala (Institutionen för viltekologi, SLU).

Andrén, C., Berglind, S-Å. & Nilson, G. 1988. Distribution and conservation of the northernmost populations of the Sandlizard Lacerta agilis. - Mertensiella, 1: 84-85.

Berglind, S-Å. 1988. Sandödlan, Lacerta agilis L., på Brattforsheden i Värmland - habitat, hot och vårdåtgärder. - Fauna och flora 83(6): 241-255.

Brown, J. H. & Kodric-Brown, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: Effects of immigration on extinction. - Ecology 58:445-449.

Cherrill, A. J. & Brown, V. K. 1990. The habitat requirements of Adults of the Wart-biter Decticus verrucivorus (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) in southern England. - Biological Conservation 53:145-157.

de Jong, J. & Kindvall, O. 1991. Cikadavårtbitaren Metrioptera roeseli - nykomling eller hotad relikt? - Fauna och flora 86:214-221.

Dingle, H. 1978. Evolution of insect migration and diapause. Berlin (Springer-Verlag).

Dobkin, D. S., Olivieri, I. & Ehrlich, P. R. 1987. Rainfall and interaction of microclimate with larval resources in the population dynamics of checkerspot butterflies (Euphydryas editha) inhabiting serpentine grassland. - Oecologia 71:161-166.

Ebenhard, T. 1991. Colonization in metapopulations: a review of theory and observations. - Biological Journal of the Linnean Society 42:105-121.

Ehrlich, P. R. 1983. Genetics and the extinctions of butterfly populations. - *In:* Schoenwald-Cox, C. M., Chambers, S. M., MacBryde, B. & Thomas, L. (Eds.). Genetics and Conservation: A reference for managing wild animal and plant populations. sid. 152-163. Menlo Park (Benjamin Cummings).

Ehrlich, P. R., Murphy, D. D., Singer, M. C., Sherwood, C. B., White, R. R. & Brown, I. L. 1980. Extinction, Reduction, Stability and Increase: The responses of Checkerspot Butterfly (Euphydryas) Populations to the California Drought. - Oecologia 46:101-105.

Fahrig, L. & Merriam, G. 1985. Habitat patch conectivity and population survival. - Ecology 66:1762-1768.

Forney, K. A. & Gilpin, M. 1989. Spatial structure and population extinction: A study on Drosophila flies. - Conservation Biology 3:45-51.

Gilpin, M. 1987. Spatial structure and population vulnerablility. - *In:* Soulé M. E. (Ed.). Viable populations for conservation. s. 125-139. Cambridge (Cambridge University Press).

Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. - Biological Journal of the Linnean Society 42:17-38.

Hanski, I. submitted. A practical model of metapopulation dynamics.

Hanski, I. & Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. - Biological Journal of the Linnean Society 42:3-16.

Hansson, L., Söderström, L., & Solbreck, C. 1992. The Ecology of Dispersal in Relation to Conservation. - *In:* Hansson, L. (Ed.). Ecological principles of nature conservation. sid. 162-200. London (Elsevier Applied Sience).

Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. - Biological Journal of the Linnean Society 42:73-88.

Kindvall, O. 1993. Biologi och hotbild för en randpopulation av grön hedvårtbitare, Metrioptera bicolor. - Ent. Tidskr. 114 (3): 65-74.

Kindvall, O. & Ahlén, I. 1992. Geometrical factors and metapopulation dynamics of the bush cricket Metrioptera bicolor Philippi (Orthoptera: Tettigoniidae). - Conservation Biology 6:520-529.

Kindvall, O. & de Jong, J. 1991. Den skärrande gräshoppan, Stauroderus scalaris, snart ett minne blott? - Fauna och flora 86:246-253.

Kindvall, O. & Denuel, A. 1987. Sveriges vårtbitare och Gräshoppor. Sollentuna (Fältbiologerna).

Krebs, C. J. 1989. Ecological Methodology. New York (Harper & Row).

Levins, R. 1970. Extinction. - *In:* Gerstenhaber, M. (Ed.). Some mathematical questions in biology, Vol. 2:77-107. Rhode Island (American Mathematical Society, Providence).

Lomolino, M. V. 1986. Mammalian community structure on islands: the importance of immigration, extinction and interactive effects. - Biological Journal of the Linnean Society 28:1-21.

Lomolino, M. V., Brown, J. H., & Davis, R. 1989. Island biogeography of montane forest mammals in the American southwest. - Ecology 70:180-194.

Murphy, D. D. & Weiss, S. B. 1988. A long-Term Monitoring Plan for a threatened Butterfly. - Conservation Biology 2:367-374.

Nilsson, S. G. & Ericson, L. 1992. Conservation of Plant and Animal Populations in Theory and Practice. - *In:* Hansson, L. (Ed.). Ecological principles of nature conservation, sid. 71-112. London (Elsevier Applied Sience).

Peltonen, A. & Hanski, I. 1991. Patterns of island occupancy explained by colonization and extinction rates in shrews. - Ecology 72:1698-1708.

Pimm, S. L., Gittleman, J. L., McCracken, G. F., & Gilpin, M. E. 1989. Plausible alternatives to bottlenecks to explain reduced genetic diversity. - Trends in Ecology and Evolution 4:46-48.

Ray, C., Gilpin, M. & Sjögren, P. 1992. Metapop II. - Uppsala (Per Sjögren, Genetiska institutionen, Uppsala universitet).

Samways, M. J. 1977. Effect of farming on population movements and acoustic behaviour of two bush crickets (Orthoptera: Tettigoniidae). - Bull. ent. Res. 67:471-481.

Schoener, T. W. & Spiller, D. A. 1987. High population persistence in a system with high turnover. - Nature 330:474-477.

Shaffer, M. L. 1987. Minimum viable population:

coping with uncertainity. - *In:* Soulé, M. E. (Ed.). Viable populations for conservation. sid. 69-86. Cambridge (Cambridge University Press).
Sjögren, P. 1988. Metapopulation biology of Rana lessonae Camerano on the northern periphery of its range. Uppsala (Acta Universitatis Upsaliensis, Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science 157).
Sjögren, P. 1989. Orsaker till små populationers utdöende - Metapopulationsdynamik hos gölgrodan och andra arter. Naturvårdsverket Rapport 3686.
Sjögren, P. 1991a. Extinction and isolation gradients in metapopulations: the case of the pool frog (Rana lessonae). - Biological Journal of the Linnean Society 42:135-147.
Sjögren, P. 1991b. Genetic variation in relation to demography of peripheral pool frog populations (Rana lessonae). - Evolutionary Ecology 5:248-271.
Solbreck, C. 1991. Unusual weather and insect population dynamics: Lygaeus equestris during an extinction and recovery period. - Oikos 60:343-350.
Takekawa, J. E. & Beissinger, S. R. 1989. Cyclic Drought, Dispersal, and the Conservation of the Snail Kite in Florida: Lessons in Critical habitat. - Conservation Biology 3:302-311.
Widén, B. & Svensson, L. 1992. Conservation of Genetic Variation in Plants - The Importance of Population Size and gene flow. - *In:* Hansson, L. (Ed.). Ecological principles of nature conservation, sid. 113-161. London (Elsevier Applied Sience).
Wikars, L-O. 1992. Skogsbränder och insekter. - Ent. Tidskr. 113 (4):1-11.

Sverker Bäckström — en minnesteckning

Sverker Bäckström avled nyligen i förtid vid 68 års ålder. Sverkers vetenskapliga karriär påbörjades under 1940-talet med ett trebetygsarbete om effekten av litium på embryonalutvecklingen hos sjöborrar, utfört vid Kristinebergs marinbiologiska station. Därefter följde en licentiatexamen och doktorandstudier vid Wenner-Grens Institut för Experimentell Biologi vid Stockholms universitet. Under handledning av Tryggve Gustafson och John Runnström kom Sverker att disputera 1959 på en avhandling om olika reducerande ämnens aktivitet på utvecklingen hos sjöborrarna. Forskningen kom senare att inriktas på olika aspekter av embryonalutvecklingen hos den sydafrikanska klogrodan *Xenopus laevis* — ett djur som Sverker fortsättningsvis alltid kom att arbeta med och använda i sin undervisning. För övrigt ett djur jag alltid kommer att förknippa med Sverker (på Norrtullsgatan bodde grodorna i ett gammalt badkar med lejonfötter). Därefter följde olika docenttjänster och sedermera en studierektortjänst i zoofysiologi.

Mitt första möte med Sverker var för 10 år sedan då han undervisade i cellära och zoofysiologi. Under grundkursens första jullov gav han mig fri tillgång till kurslaboratoriet för att där prova några ideer jag hade om försvarsbeteendet hos mina vandrande pinnar. Han hade dessutom vänligheten att låna mig några *Xenopus*-grodor för att använda som modell rovdjur i mina studier. Det är tämligen överflödigt att påpeka vilken drömsituation detta var för en ung biologstudent. Under mina kommande år som doktorand och kursassistent i zoofysiologi kom vi att samarbeta på många kurser. Sverker hade även ett intresse för entomologi och var sedan länge medlem i Entomologiska Föreningen i Stockholm. Han sysslade med entomologin som hobby och hade ett speciellt intresse för Hymenoptera. Naturligtvis gav detta gemensamma intresse även upphov till många diskussioner om dessa djur. Dessvärre fick Sverker inte så mycket tid över efter sin pensionering för att syssla med sina insekter.

Efter Sverkers pensionering 1990 uppstod plötsligt ett vakuum — den gamle vise biologen med kunskaper om den gamla biologin som man alltid kunde rådfråga fanns inte längre på gångavstånd i korridoren. Men vi höll fortfarande kontakten med varandra under de sista åren. Jag minns att vårt sista samtal rörde sig om min anställning vid Naturhistoriska Riksmuseet. Sverker påpekade att han alltid hade trott att jag skulle få användning av min entomologiska hobbyforskning — något som jag själv inte riktigt insåg då.

Jag är glad att få gjort Sverkers bekantskap under dessa år. Jag hoppas bara att det finns insekter och grodor i livet efter detta.

Ulf Carlberg